Труды Зоологического института РАН
Том 313, № 3, 2009, с. 273–282



УДК 595.122

СИСТЕМАТИКА, ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ БЛОХ

С.Г. Медведев

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 С.-Петербург, Россия; e-mail: fleas@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Средствами информационно-аналитической системы PARHOST1 осуществлен анализ распространения и паразито-хозяинных отношений блох, млекопитающих и птиц. Паразито-хозяинные отношения рассмотрены в свете различных филогенетических гипотез, предложенных для отряда блох. Критическому анализу подвергнута система и филогения отряда, предложенная недавно и основанная на молекулярном анализе 4 локусов (Whiting et al. 2008). Выводы, полученные в результате применения методов молекулярно-генетических исследований, носят предварительный характер, а их результаты вновь показали значительные сложности на пути разработки классификации отряда. Отряду блох в целом присущ гнездово-норовый тип паразитизма, при котором характер распространения видов обуславливается адаптациями не только к обитанию на теплокровном хозяине, но и к микробиотопическим условиям его гнезда. Эти особенности экологии блох обуславливает сложную картину взаимосвязи таксонов блох с таксонами хозяев. Для большинства крупных таксонов отряда Siphonaptera характерен широкий круг прокормителей. При этом разнообразие черт строения блох формируется на единой морфологической основе, что существенно затрудняет установление особенностей, обусловленных коэволюцией блох с хозяевами – млекопитающими и птицами.

Ключевые слова: блохи, млекопитающие, паразито-хозяинные связи, птицы, филогения

SYSTEMATICS, GEOGRAPHIC DISTRIBUTION AND EVOLUTIONARY PATHWAYS OF FLEAS

S.G. Medvedev

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034, St. Petersburg, Russia; e-mail: fleas@zin.ru

ABSTRACT

The geographic distribution and host-parasite relations of fleas and their hosts, mammals and birds, were analyzed by means of the analytic system PARHOST1. The parasite-host relations were considered using various recent phylogenetic hypotheses for fleas. The formerly proposed taxonomic and phylogenetic systems of the order Siphonaptera based on the molecular data from 4 loci (Whiting et al. 2008) is critically analyzed. The results based on that molecular study once more showed problems in the constructing of the classifications of fleas, and conclusions drawn out from these results are rather provisional. In general, fleas are characterized by the nest-and barrow type of parasitism, in which the distribution of species is determined by adaptations both to the warm-blooded host and to microbiotopic conditions in the nest. These characteristic properties of flea's ecology determined a complicate pattern of host associations between particular flea taxa with host taxa. The majority of higher taxa of the order Siphonaptera are characterized by a wide range of host taxa. The diversity of features in fleas derived from the common morphological basis that significantly embarrasses the recognition of peculiar features caused by the co-evolution of flea and host (mammalians and birds).

Key words: fleas, mammals, parasite-hosts associations, birds, phylogeny

ВВЕДЕНИЕ

Отряд блох (Siphonaptera) объединяет фазовых кровососущих гнездово-норовых эктопаразитов, большинство видов которых (свыше 94%) (Ващенок 1988) паразитирует на млекопитающих и (в меньшей степени) на птицах. В настоящее время отряд блох насчитывает более 2000 видов и 828 подвидов, которые относятся к 242 родам и 97 подродам. Для блох характерна свободноживущая личинка и имаго, черты строения которого обусловлены адаптациями к обитанию в различных условиях – на теле теплокровного хозяина и в субстрате его гнезда. Блохи представляют собой компактную таксономическую группу, характеризующуюся единообразием основных черт строения (неподвижно соединенная с переднегрудью голова; неслившиеся средний и задний сегмент груди, лишенный крыльев; прыгательные задние ноги и т.д.), которые выделяют их среди других насекомых с полным превращением.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫХ СВЯЗЕЙ БЛОХ

По степени приуроченности к телу хозяина виды блох подразделяются на четыре экологические группы – «блох гнезда», «блох шерсти», «полустационарных» и «стационарных» паразитов (Иофф 1941). У «блох гнезда» продолжительность нахождения на теле хозяина ограничивается временем, необходимым для приема ими пищи. Блохи этой группы сохраняют связь с убежищем хозяина во все периоды жизни. Собственно «блохи шерсти» представлены узким кругом видов. Попав на подходящего прокормителя, они находятся на теле хозяина постоянно, но при этом не утрачивают способности передвигаться и менять хозяина. Большинство видов блох занимают промежуточное положение по типу паразитизма между типичными «блохами гнезда» и «блохами шерсти». Общее количество видов «полустационарных» и «стационарных» паразитов не превышает 70. Следует заметить, что группу «блох шерсти» образуют роды и виды, принадлежащие к различным семействам.

Анализ распределения видов блох по видам хозяев, осуществленный средствами информационно-аналитической системы (ИАС) PARHOST1 по мировой фауне отряда (Медведев и Лобанов 1999; Медведев 2001б; Медведев и др. 2004) показал, что 1835 видов блох обнаружены на 1606 видах млекопитающих, 214 видов блох – на 543 видах птиц (Медведев 1997). Таким образом, число видов паразитов и хозяев (млекопитающих и птиц) соответственно соотносятся как 1.1 : 1 и 1 : 2.5. На уровне таксонов ранга рода это соотношение равно 1 : 2.1 для млекопитающих и 1 : 4.2 для птиц; на уровне ранга семейств – соответственно 1 : 5.1 и 1 : 7.4. Небольшое преобладание числа видов блох над числом видов млекопитающих, на которых они паразитируют, и в то же время значительное преобладание числа видов блох над числом видов птиц, с которыми они связаны, объясняется, во-первых, относительно небольшим числом видов блох, паразитирующих на птицах, во-вторых, меньшей степенью привязанности видов блох к определенному виду птиц. В то же время на многих видах млекопитающих паразитирует несколько видов блох, принадлежащих к различным родам и семействам. Увеличение соотношений при сопоставлении родов и семейств свидетельствует о том, что на распространение видов блох большое влияние оказывают условия внешней среды: в одних и тех же биотопах могут обитать несколько видов хозяев, принадлежащих к различным родам и семействам.

Традиционно по степени специфичности среди видов блох выделяют монозоидных (моноксенных), стенозиоидных (олигоксенных) и эвризоидных (поликсенных) паразитов.

В настоящее время судить о степени специфичности многих видов отряда можно только по косвенным данным – частоте встречаемости на различных видах прокормителей, степени совпадения ареалов блох и их хозяев, а также по особенностям экологии хозяев.

Следует заметить, что паразито-хозяинные связи многих видов блох в настоящее время изучены недостаточно. Анализ, проведенный средствами информационно-аналитической системы (ИАС) PARHOST1, показывает, что пока что только с одного вида хозяев известны 563 вида блох. Это составляет 34% от общего числа видов отряда, и среди них значительное число составляют виды, известные только по публикации с их первым описанием. Наибольшая часть таких малоизученных видов (170 видов из 29 рода) принадлежит сем. Hystrichopsyllidae (30% от их общего числа).

Второе место среди малоизученных видов составляют виды сем. Ceratophyllidae (16%, 90 видов 21 родов), третье – сем. Leptopsyllidae (13%, 72 вида 17 родов). От 6 до 8% (от 34 до 44 видов) составляют малоизученные виды семейств Ischnopsyllidae, Pulicidae, Stivaliidae и Rhopalopsyllidae; от 1 до 2.7% (от 7 до 15 видов) – Pygiopsyllidae, Vermipsyllidae, Stephanocircidae, Chimaeropsyllidae и Tungidae; менее 1% (от 2 до 7 видов) – семейства Coptopsyllidae, Xiphiopsyllidae, Ancistropsyllidae и Lycopsyllidae.

К моноксенным паразитам относится небольшая группа видов блох, паразитирующих на видах млекопитающих и птиц, экологически изолированных от своих соседей по стациям. Это, например – блоха береговой ласточки *Ceratophyllus styx* Rotschild, 1900 и блохи животных, ведущих подземный образ жизни. Только слепышам свойственна блоха *Ctenophthalmus spalacis* J. et R., 1911, прометеевым полевкам – *C. inornatus* Wagner, 1916, слепушонке – *Xenopsylla magdalinae* Ioff, 1935. Можно предположить, что феномен моноксенности у блох обусловлен их в целом большей зависимостью от факторов внешней среды (от микроклимата гнезда, в частности), чем от условий обитания на теле хозяина. К моноксенным паразитам Трауб (Traub 1985) относит 61 вид блох. Кроме того, Трауб полагает, что таковыми являются виды, которые обитают на хозяевах из монотипных или филогенетически обособленных родов. Паразитами филогенетически обособленных хозяев являются, по данным Трауба, еще около 152 видов блох.

Анализ фауны также показывает, что с нескольких видов хозяев, принадлежащих к одному роду, известны 78 видов (олигоксенные паразиты), что составляет 4% от видового состава отряда. На хозяевах нескольких родов из одного семейства обнаружены 234 вида (мезоксенные паразиты) (13%); с хозяев из нескольких семейств одного отряда – 259 видов (поликсенные паразиты) (15%); с хозяев, виды которых принадлежат к разным отрядам – 609 видов (эвриксенные паразиты) (34%) (Медведев 2002).

Оликогсенные паразиты могут встречаться и на хозяевах из различных таксономических групп, однако определяющей для них является связь с хозяевами определенной таксономической группы. К этой группе относятся, например, паразиты песчанок рода *Meriones* – блохи *Xenopsylla conformis* (Wagner, 1903) и *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909) паразит сусликов *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Так, по нашим данным, блохи *Xenopsylla conformis*, кроме различных видов песчанок рода *Meriones*, также обнаружены в общей сложности на 62 видах 38 родов 8 отрядов хозяев, включая даже таких случайных, как летучие мыши и птицы. Блоха *Nosopsyllus laeviceps* обнаружена на широком круге не только основных, но и второстепенных и случайных хозяев. В него входят 50 видов 35 родов 9 отрядов. Основными хозяевами блохи *Citellophilus tesquorum* являются суслики рода *Spermophilus*. В общей сложности блохи этого вида отмечались на млекопитающих и птицах 22 видов 19 родов 6 отрядов. Поликсенные виды блох обитают на широком круге прокормителей. Многие из них приурочены к определенному ландшафту, где они используют в качестве прокормителей различных млекопитающих, ведущих сходный образ жизни. К этой группе относятся виды родов *Ctenophthlamus*, *Rhadinopsylla*, *Frontopsylla* и *Amphipsylla*.

Блохи обнаружены на представителях 16 отрядов млекопитающих (из 20) и 21 отряде птиц (из 31), однако среди отрядов хозяев наибольшее значение имеют два – грызуны (70.3% от числа связей[1] всех типов с млекопитающими) и воробьиные (55.2% связей всех типов с птицами). Из прочих отрядов млекопитающих от связей всех типов 9.5% приходится на хищных, 6.5% – насекомоядных, 4.2% – зайцеобразных, 3.7% – рукокрылых. Еще более значительное доминирование грызунов и воробьиных в качестве главных хозяев видов блох выявляется при сопоставлении соотношений числа специфических или основных типов связей. Связи этих двух типов составляют с грызунами 82% от их общего числа, а с воробьиными – 66%.

На всех континентах прослеживается преимущественная связь видов блох с различными группами грызунов. Это объясняется тем, что грызуны обладают наибольшим таксономическим разнообразием, ведут норный образ жизни, и их разные виды и роды заселяют одни и те же биотопы. Однако для блох каждой зоогеографической области, кроме грызунов, можно указать также и другие субдоминирующие группы хозяев. В целом основ-

[1]Для характеристики связей видов блох с видами хозяев принято выделять специфические, главные, редкие и случайные.

ными видами хозяев блох в Неарктике являются полевочьи и хомяковые Нового Света, гоферовые и мешотчатые прыгуны, а также насекомоядные и зайцеобразные; в Неотропической области – хомяковые Нового Света и кавиоморфные грызуны, а из сумчатых – американские и крысовидные опоссумы; в Афропической области – мышиные, бамбуковые крысы, землекоповые, а из других отрядов млекопитающих – даманы и прыгунчики; в Индо-Малайской области – мышиные и беличьи, среди сумчатых – хищные сумчатые, сумчатые летяги, новогвинейские бандикуты и кольцехвостые кускусы; в Австралийской области – хищные сумчатые, бандикутовые, кускусовые, вомбаты и из грызунов – мышиные. В Палеарктике основными хозяевами блох среди грызунов являются полевочьи и песчанковые, в меньшей мере – хомяковые, из других отрядов – зайцеобразные и насекомоядные.

Как правило, специфические и основные связи возникают между отдельными видами блох и их хозяев. Исключительно тесную связь имеют рукокрылые и блохи сем. Ischnopsyllidae. В этом же семействе блох только на крыланах паразитируют виды рода *Thaumapsylla*. Неполнозубые служат хозяевами главным образом блох патагонского сем. Malacopsyllidae, прыгунчики – преимущественно капского сем. Chimaeropsyllidae. На даманах паразитируют блохи рода *Procaviopsylla* (Pulicidae), только на ехиднах – рода *Bradiopsylla* (Lycopsyllidae). Среди паразитов насекомоядных можно выделить присущие главным образом им виды блох трибы Doratopsyllini (Hystrichopsyllidae), паразитов зайцеобразных – трибы Spilopsyllini и рода *Moeopsylla* (Pulicidae), а также рода *Odontopsyllus* (Leptopsyllidae). Главным образом с сумчатыми связаны блохи родов *Uropsylla* и *Lycopsylla* (Lycopsyllidae), с хищными – рода *Chaetopsylla*, парнокопытными – родов *Moeopsylla* и *Ancistropsylla*, ящерами – рода *Neotunga*. Из грызунов с песчаночьими наиболее тесно связаны блохи сем. Coptopsyllidae, с грызунами сем. Calomyscidae – виды рода *Phaenopsylla*, с тушканчиковыми – виды родов *Mesopsylla* и *Desertopsylla*. Кроме того, можно отметить паразитирование на гундиевых блох рода *Caenopsylla*, гоферовых – блох родов *Foxella*, *Dactylopsylla* и *Spicata*, бамбуковых крысах – блох подрода *Geoctenophthalmus* рода *Ctenophthalmus*, дикобразовых – блох рода *Pariodontis*.

ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ РАЗЛИЧНЫХ ТАКСОНОВ ОТРЯДА БЛОХ

Ранее мною была обоснована классификация отряда Siphonaptera, в соответствии с которой он был подразделен на четыре инфраотряда (Pulicomorpha, Ceratophyllomorpha, Pygiopsyllomorpha и Hystrichopsyllomorpha) и 10 надсемейств (Медведев 1994, 1998, 2005). В основу этого были положены исследования морфологического разнообразия 170 структур трех тагм имаго блох, изученных у представителей 90% родов и подродов отряда. В результате были установлены комплексы устойчиво скоррелированных состояний признаков различных структур, образующих морфофункциональные комплексы головы, груди и брюшка, послуживших основой для данной классификации отряда.

Очередной этап в развитии классификации отряда блох связан с началом молекулярно-генетических исследований. В настоящее время ими охвачены четыре гена [18S рибосомальной ДНК (18S rDNA), 28S рибосомальной ДНК (28S rDNA), фактор элонгации белкового синтеза (EF-1α) и митохондриального гена цитохромоксидаза II (COII)], которые изучены у представителей большинства семейств отряда мекоптер, а также 128 видов 83 родов блох из 16 семейств (Whiting 2002; Whiting et al. 2008). На основе данных по этим генам методами максимальной парсимонии (maximum parsimony) и максимального правдоподобия (maximum likelihood) была реконструирована филогения блох, представленная в виде консенсусного древа (strick consensus) (Whiting et al. 2008). Авторами исследования указано, что древа, полученные этими методами, в большинстве случаев имели сходную топологию вершинных ветвлений. В тоже время ими отмечалось, что ветвления, близкие к базальной части, оказались менее обоснованными. Поддержка многих базальных ветвлений (индекс Бремера и бутстрап-анализ) была весьма низкой или отсутствовала.

В соответствии с предложенной авторами трактовкой молекулярно-генетических данных одно из наиболее специализированных семейств блох – Tungidae, объединяющих стационарных паразитов – занимает обособленное положение по отношению ко всем остальным семействам отряда. Ранее это семейство выделялось вместе с сем. Pulicidae в отдельное надсем. Pulicoidea (Jordan

1947; Smit 1982; Медведев 1998). Сем. Pulicidae оказалось также близким к сем. Chimaeropsyllidae, ранее объединявшимся с сем. Hystrichopsyllidae инфраотряда Hystrichopsyllomorpha. По мнению авторов, инфраотряды Pulicomorpha и Hystrichopsyllomorpha не являются монофилетическими группами. В то же время исследования подтвердили монофилитическую целостность инфраотрядов Pygiopsyllomorpha и Ceratophyllomorpha.

Центральная группа инфраотряда Hystrichopsyllomorpha – сем. Hystrichopsyllidae – согласно этому анализу, не представляет собой одно целое, так как часть родов трибы Anomiopsyllini из подсем. Hystrichopsyllinae, а также подсемейства Stenoponiinae и Rhadinopsyllinae сем. Hystrichopsyllidae оказались родственными семействам Rhopalopsyllidae и Vermipsyllidae инфраотряда Pulicomorpha. Другое семейство инфраотряда Pulicomorpha – южнопалеарктическое монотипное сем. Coptopsyllidae, представители которого паразитируют на песчанках в аридных областях Северной Африки и Азии, оказалось близким к реликтовому австралийскому сем. Macropsyllidae, представленному двумя монотипными родами. Анализ молекулярно-генетических данных также показал, что подсем. Ctenophthalminae сем. Hystrichopsyllidae, а также сем. Leptopsyllidae являются парафилетическими.

Авторы молекулярной филогении отряда проанализировали паразито-хозяинные связи полученных ими группировок блох. В соответствии с их трактовкой (Whiting et al. 2008, fig. 7) для отряда блох в целом характерны три основные тенденции развития паразито-хозяинных связей, соответственно с сумчатыми у блох инфраотряда Pygiopsyllomorpha, а также насекомоядными и грызунами у блох прочих семейств отряда. При этом в фауне блох как Старого, так и Нового Света в наибольшей степени в качестве хозяев выступают хомяковые (Cricetidae). Связи с другими семействами грызунов – мышиными (Muridae), беличьими (Sciuridae), гоферовыми (Geomyidae) и кавиоморфными грызунами (Hystricomorpha), а также отрядом рукокрылых – носят более частный характер и присущи отдельным таксономическим группам блох. Следует заметить, что в основу этой неполной картины паразито-хозяинных связей блох были положены данные о хозяевах тех видов блох, которые были изучены авторами молекулярно-генетическими методами.

Паразито-хозяинные связи отряда блох, а также закономерности их распространения были подробно рассмотрены мною ранее (Медведев 1996, 1997, 2000а, б, 2005). В своем анализе я исходил из того, что на распространение и паразито-хозяинные связи отряда могли оказать существенное влияние, во-первых, оледенение значительной части Евразии и Северной Америки и последующие изменения их ландшафтов вследствие регрессии ледника и, во-вторых, оледенение Антарктиды, а также аридизация большей части Австралии. Освобождение от ледника обширных пространств Евразии и Северной Америки привело к широкой видовой дивергенцией в семействах Hystrichopsyllidae, Ceratophyllidae, Leptopsyllidae и Ischnopsyllidae. В результате известная фауна блох Палеарктики оказалась по объему в несколько раз больше фаун любой из других областей. Исчезновение трансантарктического моста между Южной Америкой и Австралией, оледенение Антарктиды привело, как можно предположить, к исчезновению значительной части фауны блох Южного полушария. Так, от этой, вероятно, некогда богатой фауны осталось лишь сем. Stephanocircidae, ныне представленное неотропическим подсем. Craneopsyllinae и австралийским подсем. Stephanocircinae. Осколком австралийской палеофауны блох также является и сем. Macropsyllidae. В целом же для современной фауны блох Южного полушария характерны семейства с относительно небольшим, по сравнению с Голарктикой, числом таксонов. Для Южной Америки – это семейства Malacopsyllidae и Rhopalopsyllidae и подсем. Craneopsyllinae (Stephanocircidae), для Африки – семейства Xiphiopsyllidae и Chimaeropsyllidae, для Австралии – семейства Macropsyllidae и Lycopsyllidae, а также подсем. Stephanocircinae. В то же время наиболее крупные по числу родов и видов семейства блох – Hystrichopsyllidae, Ceratophyllidae и Leptopsyllidae – сосредоточены в Северном полушарии, в Евразии и Северной Америке. Следует отметить, что блохам Афротропической, Неотропической и Австралийской областей в наибольшей степени свойственно обладание головными ктенидиями, которые, как мы полагаем, были присущи предкам современных представителей отряда (Медведев 2001а). Это позволяет предположить, что именно данные обла-

сти наиболее полно сохранили элементы древней фауны отряда.

Представители инфраотряда Pulicomorpha значительно отличаются от блох других трех инфраотрядов – Ceratophyllomorpha, Pygiopsyllomorpha и Hystrichopsyllomorpha – комплексом признаков среднегруди, головной капсулы, половой клешни, модифицированных сегментов и эдеагуса. В ряде случаев в основу классификации таксонов блох рангом выше семейства мною были положены не отдельные состояния, а общие тенденции в развитии структур. Скелетные структуры обладают различной степенью изменчивости. Если некоторые – консервативны, и отдельные состояния их признаков могут маркировать группы в целом, то другие подвержены модификациям и образуют гомологические ряды, которые в целом характеризуют группы высших таксонов. Так, признаки строения мезоплеврального тяжа, межусиковой стенки и 1-й грудной соединительной пластинки, а также ряда других структур достаточно четко свидетельствуют в пользу близости семейств Tungidae, Pulicidae, Rhopalopsyllidae, Malacopsyllidae, Vermipsyllidae и Coptopsyllidae инфраотряда Pulicomorpha. В то же время в пределах отряда блох отмечается значительная вариативность лицевого зубчика, заднещечного моста, стернитов средне- и заднегруди, эдеагуса, половой клешни и модифицированных сегментов брюшка.

Согласно нашей классификации инфраотряд Pulicomorpha объединяет пять надсемейств и семь семейств. Характер современного распространения таксонов инфраотрядов Pulicomorpha свидетельствует о связях между фаунами Африки и Азии, Африки и Южной Америки, а его представители менее тесно связаны с грызунами, чем представители других трех инфраотрядов. Можно предположить, что в Африке существовала предковая группа инфраотряда Pulicomorpha. Вероятно, наиболее близки к исходной форме инфраотряда Pulicomorpha блохи монотипного сем. Coptopsyllidae. Из Африки через Европу предковые таксоны семейств Vermipsyllidae и Ancistropsyllidae проникли в Азию. Современные представители голарктического сем. Vermipsyllidae (39 видов 3 родов) паразитируют на хищных и копытных, восточноазиатско-индокитайского сем. Ancistropsyllidae (3 вида 1 рода) – на копытных. Тропическо-субтропическое сем. Pulicidae (156 видов 22 родов) и неотропическо-голарктическое сем. Tungidae (23 вида 4 родов) имеют широкий спектр хозяев. Сем. Pulicidae наибольшее распространение получает в Африке, где его виды широко освоили различные группы животных – даманов, долгоногов, грызунов, зайцеобразных, бородавочников и хищных. Его представители – блохи родов *Echidnophaga* и *Xenopsylla* – проникали в Азию, а блохи рода *Echidnophaga* распространились до Австралии, где его 10 эндемичных видов паразитируют на ехиднах, сумчатых и грызунах. О связях Африки и Южной Америки свидетельствует распространение сем. Tungidae. В Африке представлен род *Neotunga*, виды которого паразитируют на панголинах. Два других рода, *Hectopsylla* и *Rhynchopsyllus*, обнаружены в Южной Америке. Интересно распространение рода *Tunga*, виды которого представлены в Южной и Северной Америке, Японии и Китае.

Южноамериканские семейства Rhopalopsyllidae и Malacopsyllidae имеют ряд признаков, сходных с признаками семейств Pulicidae и Tungidae. Вероятнее всего, предки этих двух семейств проникли в Южную Америку вместе с кавиоморфными грызунами из Африки. Представители преимущественно неотропического сем. Rhopalopsyllidae (более 120 видов 14 родов) являются паразитами кавиоморфных грызунов и хомяковых подсем. Hesperomiinae, а также неполнозубых, броненосцев и птиц. Сем. Malacopsyllidae (2 вида 2 родов) тесно связано с броненосцами в Патагонской подобласти Неотропической области.

Таксоны инфраотрядов Ceratophyllomorpha, Hystrichopsyllomorpha и Pygiopsyllomorpha имеют евразийско-американский и американо-австралийский тип распространения, а их связи с грызунами получают наибольшее развитие. Инфраотряд Hystrichopsyllomorpha был выделен на основе признаков, являющихся гомоплазиями, однако сформировавшимися на близкой основе (Медведев 1994, 1998). В инфраотряде были выделены три надсемейства: Hystrichopsylloidea (Hystrichopsyllidae и Chimaeropsyllidae), Macropsylloidea (Macropsyllidae) и Stephanocircidoidea (Stephanocircidae). Центральное семейство инфраотряда – сем. Hystrichopsyllidae [в объеме, принятом Хопкинсом и Ротшильд (Hopkins and Rothschild 1962, 1966)] – является одним из наиболее крупных в отряде (более 610 видов, относящихся к 10 подсемействам). Сем.

Hystrichopsyllidae рассматривается мною в настоящее время как монофилетическое условно, до завершения всесторонней оценки его морфологического разнообразия (Медведев 2006а, б, 2007, 2008). Сем. Hystrichopsyllidae было сближено мною с африканским сем. Chimaeropsyllidae. Оно имеет широкое голарктическо-афротропическо-неотропическое, но неравномерное распространение. Так, сем. Hystrichopsyllidae представлено всего 16 видами в фауне Индо-Малайской и двумя видами в фауне Австралийской областей, тогда как его фауна Палеарктики насчитывает более 330 видов из 19 родов, Неарктики – 120 видов из 25 родов, Афротропической области – 84 вида из трех родов, Нетропической – 39 видов из 12 родов. Представители сем. Hystrichopsyllidae освоили наиболее широкий круг хозяев, включающий, по нашим данным, виды 16 родов насекомоядных, семь родов сумчатых, 65 – грызунов (из них 9 родов беличьих, 37 – хомяковых, 19 – мышиных) и пять родов хищных. Блох сем. Hystrichopsyllidae наиболее часто отмечали на хомяковых и мышиных, значительно реже – на беличьих, третьей по числу видов группой хозяев для них являются сорикоморфы семейств Soricidae и Talpidae.

Отсутствие признаков, четко обособляющих сем. Hystrichopsyllidae, объясняется, вероятно, тем, что оно – парафилетическое. Наряду с крупными голарктическими родами, оно включает отдельные таксоны, которые входили в состав древней фауны блох Южного полушария. Сем. Hystrichopsyllidae имело три основных центра формирования таксономического разнообразия (Медведев 2007). Кроме того, еще одним центром могла являться Австралия. С наиболее древним южноамериканским (внекарибским) центром связано формирование ряда триб подсемейств Hystrichopsyllinae и Doratopsyllinae, блохи которых паразитируют на насекомоядных. Роды *Palaeopsylla* и *Ctenophthalmus* (*Ctenophthalminae*), монотипные афротропические подсемейства Listropsyllinae и Dinopsyllinae относятся к афроевропейскому, а подсемейства Neopsyllinae, Rhadinopsyllinae, Anomiopsyllinae, Stenoponiinae и Liuopsyllinae – к североамериканско-азиатскому центрам таксономического разнообразия.

Инфраотряд Pygiopsyllomorpha насчитывает более 170 видов, относящихся к 37 родам трех семейств. Данные молекулярного анализа подтвердили наше предположение о близости инфраотряда Pygiopsyllomorpha к представителям сем. Hystrichopsyllidae. В частности, согласно древу Whiting et al. (2008) оно оказалось близко к южноамериканской трибе Neotyphloceratini, трибам Ctenophthalmimi и Doratopsyllini. Согласно морфологическому анализу и предложенной мною классификации, инфраотряд Pygiopsyllomorpha представлен тремя отдельными семействами, а не подсемействами, как полагали ранее (Dunnet and Mardon 1974; Mardon 1978, 1981). Инфраотряд Pygiopsyllomorpha демонстрирует обширные связи с сумчатыми, однако число узкоспецифичных видов блох – паразитов сумчатых – невелико. К ним относятся блохи, паразитирующие на вомбатах рода *Lycopsylla*. Другие виды сем. Lycopsyllidae (4 рода) паразитируют на ехиднах и хищных сумчатых. В целом виды инфраотряда Pygiopsyllomorpha обнаружены на сумчатых 67 родов (из 74 известных) из девяти семейств. Вместе с тем виды инфраотряда известны с грызунов 36 родов. Особенностью распространения инфраотряда Pygiopsyllomorpha является приуроченность многих его родов к Индо-Малайской области, где распространены 26 из 37 родов и 62% видов от их общего числа. Большую часть из этих родов (22 рода) составляют представители сем. Stivaliidae. При этом наибольшая часть эндемичных родов (13) сосредоточена в Папуасской подобласти, в частности на Новой Гвинее. Ряд родов сем. Stivaliidae представлен в фауне Юго-Восточной Азии, а также в Африке, где они паразитируют на мышиных и тупайях. Сем. Pygiopsyllidae более широко представлено в Австралии (7 родов из 10 известных), четыре рода этого семейства распространены также в Новой Зеландии.

Инфраотряд Ceratophyllomorpha представлен одним надсем. Ceratophylloidea в составе четырех семейств: Xiphiopsyllidae, Ceratophyllidae, Leptopsyllidae и Ischnopsyllidae.

Сем. Xiphiopsyllidae представлено одним родом *Xiphiopsylla*, виды которого распространены на мышиных в Восточной Африке (Танзании, Кении и Уганде). К сожалению, его представители молекулярно-генетическими методами пока не изучены.

Сем. Ceratophyllidae насчитывает более 400 видов, принадлежащих к 44 родам. Большая часть видов представлена в фауне Палеарктики (49% видов от общего числа) и Неарктики (30% видов). Виды фаун Неотропической области составляют

11%, Индо-Малайской – 7% и Афротропической – 4%. По данным Трауба и Ротшильд (Traub et al. 1983) 96% видов сем. Ceratophyllidae из числа видов, не паразитирующих на птицах, обнаружены на грызунах. При этом блохи 42% видов найдены на беличьих (среди которых преобладают представители трибы Marmotini), а 39% видов собраны с хомяковых. По нашим данным блохи 21 рода (из 42) обнаружены на видах 20 родов сем. Sciuridae. В то же время это семейство связано с 27 родами хомяковых и 11 родами мышиных. Среди последних половину (13 родов) составляют хомяковые подсем. Hesperomiinae.

Сем. Leptopsyllidae насчитывает более 240 видов, принадлежащих к 30 родам. В специальной работе (Медведев и Котти 1992) была обоснована макросистема семейства, которое было подразделено на три подсемейства: монотипное подсем. Dolichopsyllinae, а также обширные подсемейства Paradoxopsyllinae и Leptopsyllinae. Большая часть видов сем. Leptopsyllidae относится к трибам Leptopsyllini (68 видов), Amphipsyllini (36 видов) и Paradoxopsyllini (125 видов). Блохи рода *Dolichopsyllus*, выделенного нами в самостоятельное подсемейство, паразитируют на реликтовых горных бобрах сем. Aplodontidae. По данным молекулярно-генетического анализа это подсемейство оказалось родственным блохам сем. Ceratophyllidae. Данные этого анализа показали также, что подсемейства Paradoxopsyllinae и Leptopsyllidae оказались парафилетическими. При этом подтвердилась близость трибы Leptopsyllini и к монотипной трибе Amphipsyllini. Однако этими исследованиями до настоящего времени были охвачены только восемь родов сем. Leptopsyllidae. Для более достоверной оценки филогенетических отношений родов сем. Leptopsyllidae в дальнейшем необходимо исследование крупнейшего азиатского рода *Paradoxopsyllus*. Кроме того, для оценки монофилитичности сем. Leptopsyllidae важно исследовать молекулярно-генетическими методами такие своеобразные роды, как *Caenopsylla* (распространен в Северной Африке и Передней Азии на эндемичных грызунах сем. Ctenodactylidae и хищных), *Cratynius* (обнаружен в Южном Китае, на островах Калимантан и Ява на гимнурах рода *Hylomus*), а также роды *Desertopsylla* и *Mesopsylla* (паразитируют на тушканчиковых на обширной территории от Крыма до западного Китая), *Acropsylla* (обнаружены на грызунах родов *Mus* и *Rattus* от северо-западного Пакистана до Бангладеш и Индокитая). Наконец род *Ornithophaga*, включенный в подсемейство Paradoxopsyllinae, известен из трех значительно удаленных друг от друга мест, расположенных в штате Юта (США), Чехии и Сибири. Хозяевами этого рода служат птицы из отрядов дятлообразных, совообразных и воробьиных.

Сем. Ischnopsyllidae объединяет исключительно паразитов рукокрылых. Оно насчитывает более 120 видов, относящихся к 20 родам, которые подразделяются на два подсемейства неравного объема. Представители монотипного подсем. Thaumapsyllinae (3 вида) паразитируют на крыланах в тропиках Старого Света. Второе подсемейство – Ischnopsyllinae – содержит 19 родов, блохи которых паразитируют собственно на летучих мышах. Его классификация и филогения были подробно обоснованы ранее (Медведев 1985). Позже были рассмотрены закономерности паразито-хозяинных связей и географического распространения таксонов этого семейства (Медведев 1990).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Джордан (Jordan 1948) сравнивал создание классификации блох с восстановлением разборной картинки-загадки (puzzle), у которой утрачены многие составляющие ее части. Таксоны блох характеризуются многочисленными признаками, сходные состояния которых сформировались параллельно на близкой гомологичной основе. Вероятно поэтому за последние 50 лет было предложено всего несколько классификаций отряда, среди которых наиболее известны системы Вагнера (Wagner 1939), Джордана (Jordan 1948), Смита (Smit 1982) и Медведева (2005, 2008). Выводы, полученные в результате применения методов молекулярно-генетических исследований, носят предварительный характер, а их результаты вновь показали значительные сложности на пути разработки классификации отряда. В результате этих исследований (Whiting et al. 2008) была подтверждена целостность тех таксонов, в пользу монофилии которых и ранее имелись убедительные морфологические свидетельства. В то же время проблемы филогенетических отношений крупных семейств и надсемейств отряда Siphonaptera остались нерешенными.

Отряду блох в целом присущ гнездово-норовый тип паразитизма, при котором характер распространения видов обуславливается адаптациями не только к обитанию на теплокровном хозяине, но и к микробиотопическим условиям его гнезда. Это обуславливает сложную картину взаимосвязи таксонов блох с таксонами хозяев. Для большинства крупных таксонов отряда Siphonaptera характерен широкий круг прокормителей. При этом разнообразие черт строения блох формируется на единой морфологической основе, что существенно затрудняет установление особенностей, обусловленных коэволюцией блох и их хозяев, – млекопитающих и птиц.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) и на основании контракта с Роснаукой 02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0/001/070) при поддержке гранта Президента РФ поддержки научных школ № НШ-1664.2003.4, а также гранта РФФИ № 08-04-00216_а.

ЛИТЕРАТУРА

Ващенок В.С. 1988. Блохи (Siphonaptera) – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Наука, Ленинград, 163 с.

Иофф И. Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, 116 с.

Медведев С.Г. 1985. Ревизия сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera). *Паразитология*, **19**: 14–26.

Медведев С.Г. 1990. Особенности эволюции блох – паразитов рукокрылых. *Паразитология*, **24**: 457–465.

Медведев С.Г. 1994. Морфологические основы классификации отряда блох (Siphonaptera). *Энтомологическое обозрение*, **73**: 22–43.

Медведев С.Г. 1996. Географическое распространение семейств блох (Siphonaptera). *Энтомологическое обозрение*, **75**: 815–833.

Медведев С.Г. 1997. Паразито-хозяинные связи семейств блох (Siphonaptera). I. *Энтомологическое обозрение*, **76**: 318–330.

Медведев С.Г. 1998. Классификация отряда блох (Siphonaptera) и ее теоретические предпосылки. *Энтомологическое обозрение*, **77**: 916–934.

Медведев С.Г. 2000а. Фауна и паразито-хозяинные связи блох (Siphonaptera) различных зоогеографических областей мира. I. *Энтомологическое обозрение*, **79**: 341–374.

Медведев С.Г. 2000б. Фауна и паразито-хозяинные связи блох (Siphonaptera) различных зоогеографических областей мира. II. *Энтомологическое обозрение*, **79**: 812–830.

Медведев С.Г. 2001а. Особенности строения головных ктенидиев блох (Siphonaptera). *Энтомологическое обозрение*, **80**: 797–818.

Медведев С.Г. 2001б. Опыт создания компьютерной базы данных по морфологии блох (Siphonaptera). *Энтомологическое обозрение*, **80**: 527–539.

Медведев С.Г. 2002. Особенности распространения и паразито-хозяинных связей блох (Siphonaptera). I. *Энтомологическое обозрение*, **81**: 737–753.

Медведев С.Г. 2005. Опыт системного анализа эволюции отряда блох (Siphonaptera). *Чтения памяти Н.А. Холодковского*, **57**: 1–170.

Медведев С.Г. 2006а. Классификация семейств блох (Siphonaptera). I. Сем. Hystrichopsyllidae (Первая часть). *Энтомологическое обозрение,* **85**: 441–463.

Медведев С.Г. 2006б. Классификация семейств блох (Siphonaptera). II. Сем. Hystrichopsyllidae (Вторая часть). *Энтомологическое обозрение*, **85**: 912–928.

Медведев С.Г. 2007. Классификация семейств блох (Siphonaptera). I. Сем. Hystrichopsyllidae (Третья часть). *Энтомологическое обозрение*, **86**: 439–454.

Медведев С.Г. 2008. Классификации семейств блох (Siphonaptera). I. Сем. Hystrichopsyllidae (Четвертая часть). *Энтомологическое обозрение*, **87**: 668–691.

Медведев С.Г. и Котти Б.К. 1992. Классификация сем. Leptopsyllidae (Siphonaptera). *Паразитология*, **26**: 483–496.

Медведев С.Г. и Лобанов А.Л. 1999. Информационно-аналитическая система по мировой фауне блох (Siphonaptera) (итоги и перспективы развития). *Энтомологическое обозрение*, **78**: 732–748.

Медведев С.Г., Лобанов А.Л., Лянгузов И.А. и Кункова Е.В. 2004. Обработка информации средствами баз данных в фаунистических и таксономических исследованиях. *Энтомологическое обозрение*, **83**: 924–936.

Dunnet G.M. and Mardon D.K. 1974. Monograph of australian fleas (Siphonaptera). *Australian Journal of Zoology, Supplementary Series*, **22** (30), 272 p.

Hopkins G.H.E. and Rothschild M. 1962. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum, London. University Press, Cambridge, **3**. VIII+560 pp.+10 Pls.

Hopkins G.H.E. and Rothschild M. 1966. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum, London. University Press, Cambridge. **4**. VIII+550 pp.+12 Pls.

Jordan K. 1947. On some phylogenetic problems within the order of Siphonaptera. *Tijdschrift voor Entomologie*, **88**: 79–93.

Jordan K. 1948. Suctoria. In: Insects of medical importance. Jarrold and Sons, Norwich: 211–245.

Mardon D.K. 1978. On the relationships, classificalion, aedeagal morphology and zoogeography of the genera of Pygiopsyllidae (Insecta: Siphonaptera). *Australian Journal of Zoology Supplementary Series*, **26**: 1–69.

Mardon D.K. 1981. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Oxford University Press, London, Vol. **6**, 298 pp.

Smit F.G.A.M. 1982. Siphonaptera. In: 000 (Ed.). Synopsis and classification of living organisms, Vol. 2. McGraw-Hill, New York: 557–563.

Traub R. 1985. Coevolution of fleas and mammals. In: 000 (Ed.). Coevolution of parasitic arthropods and mammals. John Wiley and Sons, Inc., London: 295–435.

Traub R., Rothschild M. and Haddow J.F. 1983. The Ceratophyllidae: key to the genera and host relationships, with notes of evolution, zoogeography and medical importance. Cambridge University Press/Academic Press, Cambridge, London: XV+288 pp.

Whiting M.F. 2002. Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. *Zoologica Scripta*, **31**: 93–104.

Whiting M.F., Whiting A.S., Hastriter M.W. and Dittmar K. 2008. A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera) and host associations. *Cladistics*, **24**: 1–31.

Представлена 18 февраля 2009; принята 1 июня 2009.